



Cuad. Soc. Esp. Cienc. For. 49(2): 101-116 (2023)
Doi: <https://doi.org/10.31167/csef.v0i49.19939>

Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales

Acceso abierto disponible en <http://secforestales.org/publicaciones/index.php/cuadernossecf/index>

Conferencias y Ponencias del 8º Congreso Forestal Español

Tres siglos de Genética Forestal: situación actual, retos e incertidumbres

**Three centuries of Forest Genetics:
current situation, challenges and uncertainties**

Voltas, J.^{1,2*}

¹ *Departamento de Ciencia e Ingeniería Forestal y Agrícola,
Universitat de Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, 25198 Lleida*

² *Unidad Conjunta de Investigación CTFC-AGROTECNIO-CERCA,
Universidad de Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, E-25198 Lleida*

* Autor de correspondencia: jordi.voltas@udl.cat

Resumen

Este artículo de revisión describe sucintamente la situación, retos e incertidumbres de la Genética Forestal dentro del marco amplio de la Ciencia Forestal. Tras una breve contextualización y exposición histórica de la disciplina, se aborda la situación presente ubicándola en la coyuntura actual de inestabilidad climática y pérdida de biodiversidad asociadas a la actividad antrópica. Se incide en el desarrollo y disponibilidad de herramientas de genotipado y fenotipado masivos como ejes del avance de la misma para dar respuesta a los retos que presenta la gestión sostenible de los bosques. Estos retos comprenden, por una parte, la actualización de los criterios de selección y uso de los materiales forestales de reproducción para incorporar adecuadamente la capacidad adaptativa de las poblaciones frente a escenarios ambientales futuros; y por otra, la necesidad de integrar indicadores de diversidad genética en las actuaciones de gestión forestal adaptativa, incluyendo aquellas que tengan por objeto asistir al flujo genético natural. Finalmente, se incide en la idea de que las aplicaciones de la disciplina a la gestión sostenible de los bosques son numerosas y presentan un potencial importante para mitigar los efectos del calentamiento global y facilitar la adaptación de los sistemas forestales a condiciones futuras bajo escenarios de emisiones no críticos.

Key words: *genotipado, gestión adaptativa, fenotipado, materiales forestales de reproducción, síndrome adaptativo.*

Summary

In this review, I briefly describe the situation, challenges and uncertainties of the discipline of Forest Genetics by framing it within the wider context of Forest Sciences. After a brief contextualisation and historical compilation, the present-day situation is tackled within the current downturn of climatic crisis and loss of biodiversity associated to human activity. I emphasise the development and availability of high-throughput genotyping and phenotyping tools as major vectors to face the challenges posed by the urgent need to securing a sustainable management of our forests. These challenges comprise, on one hand, an updating of the criteria of selection and use of forest reproductive material in order to account for the adaptive capacity of populations to future scenarios; and, on the other hand, the requirement to include indicators of genetic diversity in actions of adaptive forest management, including those aimed at facilitating natural gene flow. Finally, I stress that the applications of this discipline to sustainable management are numerous and with enough potential to mitigate the effects of global warming and, also, to facilitate the adaptation of forest ecosystems to future conditions under non-critical gas emission scenarios.

Palabras clave: *adaptive management, adaptive syndrome, forest reproductive material, genotyping, phenotyping.*

1. Contexto

Analizándolo retrospectivamente, no deja de resultar sorprendente, y a su vez extraordinario, que las transformaciones socioeconómicas ocurridas desde la revolución Neolítica se deban, en buena parte, a un conjunto de modificaciones genéticas fortuitas ocurridas en ciertas especies vegetales de nuestro entorno. Ejemplo de tales especies es la escaña (*Triticum monococcum*), uno de los primeros cereales cultivados hace aproximadamente 10.000 años a raíz de la identificación casual, por parte de comunidades cazadoras-recolectoras del Creciente Fértil, de una mutación espontánea responsable de la aparición de espigas con el raquis no quebradizo. Este hecho, de apariencia intrascendente, propició la recolección y trillado posterior simples y eficientes, ayudando a fijar a las poblaciones nómadas al territorio. La sustitución de un único aminoácido en el gen *btr1* (treonina por alanina) es responsable de tan sustancial modificación en el fenotipo de la gramínea (Pourkheirandish *et al.*, 2018), lo que desencadenó una serie de eventos de portentosa relevancia cultural.

Si bien estas mutaciones puntuales, que afectan a genes mayores, se consideran fundamentalmente responsables del denominado síndrome de domesticación neolítica (Hillman y Davies, 1990), la selección empírica de plantas que ocurre durante los siglos posteriores consiguió incrementar notablemente el rendimiento y calidad de los cultivos. Dicho aumento ha implicado, en particular, la mejora de caracteres controlados por numerosos genes, favoreciendo el desarrollo de estructuras sociales de complejidad creciente hasta llegar al momento actual. Un ejemplo temprano de tales cambios estructurales en nuestro entorno geográfico es el de la cultura argárica, propia del sudeste peninsular y basada en el cultivo de cereales y la metalurgia, que data del III milenio a.n.e. (Knipper *et al.*, 2020). Indudablemente, la disponibilidad creciente de alimentos en sociedades organizadas y sedentarias impactó de manera progresiva en el territorio circundante, en paralelo al desarrollo demográfico del planeta. En concreto, muchos ecosistemas forestales se vieron sujetos al aprovechamiento gradual de sus recursos (por ejemplo, aquellos relacionados con la producción de energía, la construcción, la alimentación, etc.) y, frecuentemente, a una sobreexplotación secular. Es significativo que el primer poema épico conservado en una fuente escrita, la epopeya asiria de Gilgamesh (*ca.* 2000 a.n.e.) narre un fenómeno de tal naturaleza, particularizado en la tala masiva de bosques de cedros en el actual Líbano.

En definitiva, ciertas mutaciones espontáneas ocurridas en especies agrícolas y que afectan a genes mayores han actuado como catalizadores de la organización social contemporánea; asimismo, se han convertido inintencionadamente en elementos subyacentes a la modelización del paisaje y su composición. Como parte integral del paisaje, las especies forestales y, en particular, su estructura genética se ha mantenido, en contraposición, relativamente invariable hasta la época moderna que antecede a la revolución industrial. En la actualidad, no obstante, la pérdida de biodiversidad terrestre está íntimamente asociada a la erosión genética de buena parte de las especies arbóreas que conforman los bosques del planeta (FAO, 2014). Este fenómeno se encuentra desgraciadamente en plena aceleración debido a los efectos

de las emisiones continuadas de combustibles fósiles y a los cambios de uso del territorio.

2. Breve reseña histórica y situación actual

Es en el contexto descrito anteriormente en el que se enmarca la disciplina que aquí nos ocupa. Hace aproximadamente 300 años, y fruto de la necesidad de reforestar o restaurar ciertos ecosistemas terrestres, surge en Inglaterra el que se considera como primer indicio conocido de aplicación de la genética de plantas a la praxis forestal. Consistió en un hecho aparentemente intrascendente: el mero reconocimiento escrito de la importancia del origen geográfico de la semilla en la actividad repobladora y, por lo tanto, de las características adaptativas de la planta utilizada a tal efecto. En la práctica, esta declaración sentaría las bases para com-

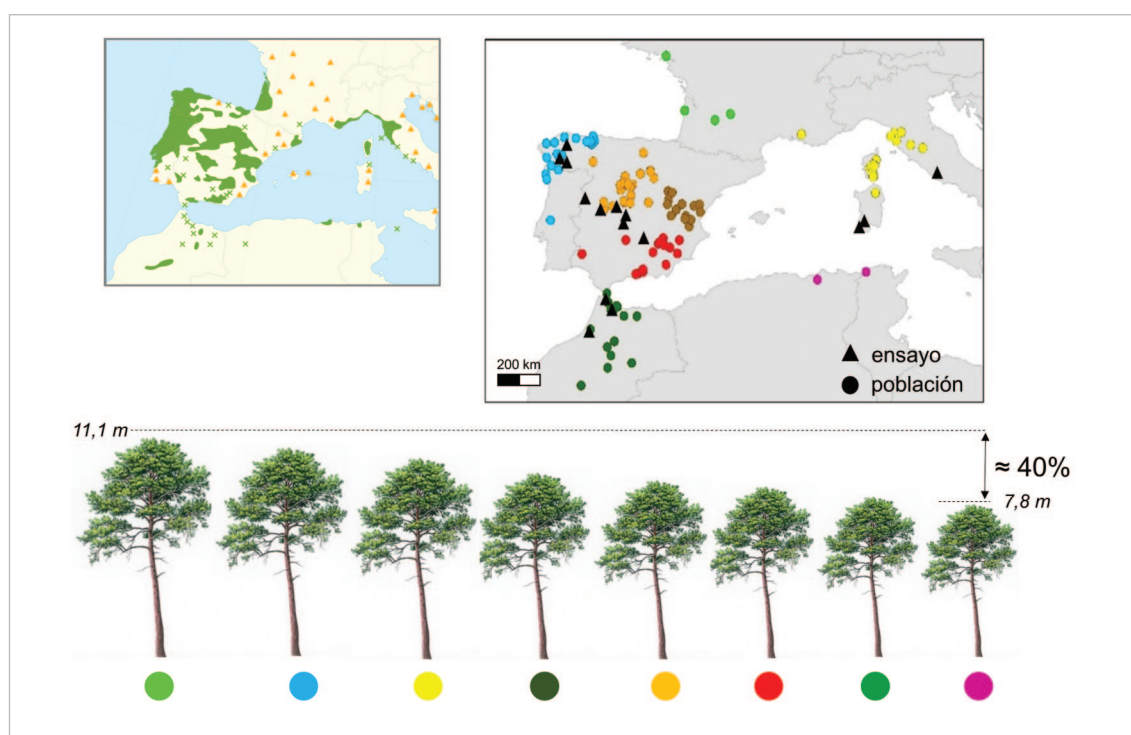


Figura 1. La diversidad genética presente en las especies forestales es extraordinaria. Dicha diversidad puede relacionarse con la historia evolutiva, adaptación y respuesta al medio de los árboles, y se ejemplifica en esta figura para el caso particular del pino marítimo (*Pinus pinaster*). El área geográfica de distribución de la especie se muestra de acuerdo a EUFORGEN (<http://www.euforgen.org/species/pinus-pinaster/>) (panel superior izquierdo). Este área se encuentra razonablemente bien representada en una red de ensayos multiambiente de procedencias de la especie, donde un total de 123 poblaciones agrupadas en ocho grupos genéticos (de acuerdo a Serra-Varela *et al.*, 2015; representados por círculos de distinto color) se evalúan en 15 sitios de la cuenca mediterránea (panel superior derecho). El rango de variación genética media en crecimiento primario entre grupos a la edad de 20 años es sustancial y equivale aproximadamente a un 40% de diferencias en crecimiento primario entre grupos extremos (menor crecimiento, Túnez; mayor crecimiento, Francia atlántica) (panel inferior). Datos no publicados.

prender y valorar en su justa medida la relevancia de la extraordinaria diversidad genética intraespecífica presente en muchas características relacionadas con la historia evolutiva, adaptación y respuesta de los árboles al medio (*Fig. 1*).

La realidad, no obstante, es que esta diversidad fue mayoritariamente ignorada por los gestores forestales del pasado siglo. En cualquier caso, y no de forma sorprendente, la variación intraespecífica constituye una materia primera indispensable para tratar de minimizar el impacto medioambiental derivado de la actual crisis climática. La variedad y variabilidad de genes presentes en las especies del planeta y, de forma particular, en los árboles es portentosa. De hecho, las especies forestales atesoran una diversidad en sus genes superior a la de la gran mayoría de seres vivos, y ello las hace a priori más resilientes frente a fluctuaciones y extremos climáticos, y, también, frente a muchas perturbaciones. Al ejercer de pilares de buena parte de los ecosistemas terrestres, sostienen bajo sus copas una fascinante biodiversidad, tanto vegetal como animal. Y existe consenso generalizado en cuanto a que su diversidad genética debe representar una herramienta importantísima para disminuir los efectos del calentamiento global —en términos tanto de mitigación como de adaptación de las especies y ecosistemas al cambio— bajo escenarios no críticos de emisiones de CO₂.

Con anterioridad al redescubrimiento de las leyes de Mendel, ocurrido en el año 1900, la selección de árboles con interés fundamentalmente productor u ornamental se realizó de forma exclusivamente empírica. Así, una de las primeras actividades conocidas de mejora genética de especies forestales en España se remonta a mediados del siglo XIX, al identificarse un ejemplar de *Populus nigra* que se multiplica masivamente mediante estaquillado leñoso (el denominado clon ‘Bordils’), y que posteriormente se utiliza a gran escala en plantaciones productoras del nordeste peninsular. Significativamente, el clon Bordils toma prestado su nombre del municipio de Girona del que procede y del que se ha convertido en símbolo identificativo. Pero es a raíz de una serie de descubrimientos clave, como por ejemplo la ubicación de genes en cromosomas particulares, cuando la disciplina bautizada como Genética adquiere en 1905 su base científica.

La ciencia forestal no ha sido ajena a estos avances, que transcurrieron en paralelo a actividades tales como la instalación de los primeros ensayos de procedencias internacionales en 1907 por parte de IUFRO (Giertych y Oleksyn, 1992), o de los primeros huertos semilleros, por ejemplo, en Suecia hacia 1920 (en ambos casos, en pino silvestre). Actividades equivalentes aparecen con posterioridad en España, ya en las décadas de 1960-1970, a partir de la labor de pioneros de la disciplina como Fernando Molina, Gabriel Catalán o Gabriel Toval, y que afortunadamente han gozado de continuidad. Por ejemplo, la mejora genética del género *Pinus* se ha venido desarrollando en el marco de convenios entre el antiguo ICONA, el CIFOR-INIA y la ETS de Ingenieros de Montes de Madrid. Durante la década de 1980 la irrupción de técnicas moleculares basadas en la amplificación de secuencias de ADN específicas supone una revolución en el análisis genético, que se incorpora en un breve periodo temporal al ámbito de las especies forestales en multitud de aplicaciones: caracterización de la estructura genética y diversidad poblacional, detección de hibridaciones, estudio de la base genética de caracteres funcionales, selec-

ción asistida por marcadores, etc. El presente artículo no pretende ser exhaustivo al respecto, y el lector interesado puede remitirse a textos como Burley (2004), que presenta una revisión de la evolución histórica de la disciplina focalizada en el ámbito de la mejora genética.

En cualquier caso, la investigación genética aplicada a especies forestales ha topado sistemáticamente con una serie de dificultades particulares, derivadas fundamentalmente de la longevidad de las mismas y los largos intervalos generacionales. Estos problemas son todavía comunes a fecha de hoy, si bien la introducción de herramientas genómicas en los programas de mejora ha abierto nuevas vías para la caracterización genética y la selección más eficiente de individuos. El punto de partida lo constituye la secuenciación del genoma completo de *Arabidopsis thaliana* en el año 2000 (The Arabidopsis Genome Initiative, 2000), al que más adelante siguieron muchas otras especies pertenecientes a los géneros *Pinus*, *Picea* o *Populus*, entre otras, en el caso de las especies forestales. No obstante, las especies forestales presentan una dificultad intrínseca derivada del extraordinario tamaño de sus genomas, especialmente en coníferas (a título orientativo, aproximadamente 150 veces superior al de *Arabidopsis*). A día de hoy, la extraordinaria diversidad intraespecífica de las plantas está propiciando el estudio del pangenoma como aproximación a la caracterización de la variación genética presente en individuos de una misma especie. Es decir, se entiende como insuficiente la disponibilidad de un genoma de referencia para una especie determinada, que debe enriquecerse con múltiples referenciales para entender la diversidad de genes codificantes en un grupo de organismos cercanos.

En el campo de la mejora genética debe destacarse, entre las nuevas aproximaciones derivadas de la popularización del genotipado masivo, la denominada predicción genómica (Ahmadi y Bartholomé, 2022), cuya aplicación a especies forestales es particularmente prometedora. La información extraíble de centenares de miles de variantes de ADN (habitualmente polimorfismos de nucleótido único, SNPs) como elementos subyacentes al fenotipo del individuo es potencialmente enorme. Ello supone en la práctica la posibilidad de predecir y, por tanto, seleccionar individuos en base única y exclusivamente a su genotipo, y ello a edades juveniles o incluso en el estadio de plántula. No obstante, el uso de técnicas de predicción y selección genómica en programas de mejora genética forestal ha originado un nuevo reto: el de disponer de herramientas de fenotipado de alto rendimiento para maximizar la información extraíble del ADN. Fenotipado y genotipado masivos confluyen en la actualidad ofreciendo técnicas y aproximaciones analíticas impensables hasta hace pocos años y que requieren de la ciencia de datos o “big data” para su evaluación. En estos tres pilares (fenotipado, genotipado y ciencia de datos) debe sustentarse la evolución de la disciplina durante las próximas décadas. En este contexto tan prometedor se mantienen, no obstante, ciertas incertidumbres: por citar un ejemplo, las variaciones de un solo nucleótido son habitualmente insuficientes para explicar una porción importante del fenotipo (el efecto conocido como “heredabilidad perdida”). La denominada variación estructural del genoma (por ejemplo, los denominados polimorfismos de inserción de transposones) puede arrojar luz sobre esta incógnita, ya que representa una importante fuente de variabilidad genética con efectos po-

tenciales sobre el fenotipo (Vourlaki *et al.*, 2022). Ello es abordable, hoy en día, gracias a la disponibilidad creciente de información pangenómica.

En el caso español, la hoja de ruta científico-técnica de la genética forestal está actualmente recogida en la Estrategia Española para la Conservación y Uso Sostenible de los Recursos Genéticos Forestales (MIMAM, 2006). Su misión es la de apoyar, desarrollar y coordinar actividades y programas de conservación y mejora genética forestal, para así facilitar la cooperación y la integración de las iniciativas llevadas a cabo desde distintas administraciones y organismos. Esta hoja de ruta se estructura en dos ejes principales: el Plan Nacional de Conservación de Recursos Genéticos Forestales, que se está desarrollando en el marco de la Estrategia Europea de Recursos Genéticos de 2021 (recogido en el RD 159/2022 de 1 de marzo), y el Plan Nacional de Mejora Genética Forestal, cuyas directrices se han elaborado recientemente.

El Plan Nacional de Conservación de Recursos Genéticos Forestales establece las líneas básicas sobre conservación y uso sostenible de los recursos genéticos forestales de interés nacional, y define como actuación fundamental la creación de una red de unidades de conservación genética (UCG) *in situ*, en coordinación con la red homónima europea auspiciada por EUFORGEN (“European Forest Genetic Resources Programme”). Una UCG puede definirse como un grupo de individuos de la misma especie representativos de una población que ocupan un área geográfica constituida por una zona central (núcleo) y una zona de aislamiento. Las UCGs constituyen reservorios fundamentales de variabilidad genética y, por tanto, deberán gestionarse dinámicamente a tal efecto. En España, el plan involucra a 63 especies prioritarias, existiendo en la actualidad 17 de ellas con UCGs definidas transitoriamente. Desafortunadamente, las UCGs no son ajenas a las consecuencias del calentamiento global y, de hecho, muchas de ellas se emplazarán en un futuro no muy lejano fuera del nicho bioclimático actual de la especie bajo escenarios moderados-fuertes de emisiones de gases de efecto invernadero (Petit-Cailleux *et al.*, 2021). Por esta razón, el Plan Nacional también recoge actividades de conservación *ex situ* (ej. bancos de germoplasma) como acción de soporte a las UCGs.

Como segundo eje de la Estrategia Española para la Conservación y Uso Sostenible de los Recursos Genéticos Forestales, el Plan Nacional de Mejora Genética Forestal contempla dos objetivos generales: la creación de programas nacionales de mejora genética con prioridad para las especies contempladas en la Directiva 1999/105/CE sobre comercialización de materiales forestales de reproducción, y la coordinación de actividades entre administraciones con objeto de promover acciones destinadas a la obtención de materiales mejorados. El Plan pretende asistir al cumplimiento de las funciones económicas, sociales y/o ecológicas de los montes a través del uso de la diversidad genética como solución, basada en la naturaleza, para la adaptación de las especies al ritmo de cambio actual. Su marco temporal comprende el periodo 2022-2031. En este contexto, la actualización de la información sobre recomendaciones de uso de los materiales forestales de reproducción, así como los efectos de dicho uso sobre los recursos genéticos existentes, cobran particular relevancia. Es este un aspecto no exento de complejidad y, por tanto, objeto de debate en foros nacionales e internacionales, puesto que parece cuanto menos du-

dos que las especies forestales vayan a ser capaces de lidiar, mediante sus propios mecanismos evolutivos, con el ritmo actual de cambio climático.

De hecho, es actualmente prioritario incrementar el conocimiento sobre la diversidad genética y sus procesos evolutivos con objeto de ayudar a la persistencia de los bosques, ya sea a través del uso directo del material genético o mediante gestión forestal sostenible. Este aspecto seguramente constituye el mayor reto al que se enfrentará la genética forestal durante la próxima década, particularizado en un conjunto de necesidades de investigación y transferencia del conocimiento que se detallan en el apartado siguiente.

3. Retos e incertidumbres

Tomando como punto de partida la tradicional distinción entre genética forestal (asociada al estudio de la estructura y organización poblacional de los genes y sus consecuencias ecológicas) y mejora genética de especies forestales (o conjunto de actividades dirigidas a obtener árboles con determinadas características, habitualmente de interés económico), es una realidad que la profusión y democratización reciente de herramientas genómicas está propiciando su convergencia paulatina. De esta forma puede aprovecharse su complementariedad, y así cubrir lagunas de conocimiento de índole diversa. En este contexto de uso e integración creciente de aproximaciones moleculares, los retos a los que se enfrenta la disciplina pueden clasificarse en dos tipologías. Por una parte, los que atañen al uso directo de los materiales forestales de reproducción en actividades de restauración y repoblación, no necesariamente con fines productivos. Por otra, los que se relacionan directamente con la toma de decisiones en la gestión forestal de masas naturales o naturalizadas. Ambos deben contemplarse en relación a los nuevos escenarios ambientales generados por el cambio global. Estos requieren la integración urgente, bajo la perspectiva genética, de aspectos tales como: los valores medios y extremos del clima, en constante evolución, la aparición de plagas y enfermedades inéditas, o los cambios de uso del territorio, que exacerban episodios naturales como los incendios forestales y que, desgraciadamente, tienen la potencialidad de convertirse en catastróficos.

En relación a dichos escenarios, los criterios de uso de los materiales forestales de reproducción deberán estar en condiciones de incorporar la capacidad adaptativa de las poblaciones a medio-largo plazo y confrontarla a objetivos estrictamente productivos. Así, el tradicional dilema en la elección de estos materiales, sintetizado en la priorización de la población local, representativa de adaptación 'óptima', frente al uso de poblaciones o individuos alternativos con mayor potencialidad económica, representa en la actualidad una aproximación excesivamente simplista (Sáenz-Romero *et al.*, 2019). Ello es consecuencia directa del desajuste de las poblaciones locales al ambiente causado por el cambio global, y que excede la capacidad de las mismas para aclimatarse, adaptarse o migrar. La modelización de respuestas intraespecíficas al clima (actual y futuro) se ha convertido en objetivo prioritario, que suele abordarse a través del análisis de redes de ensayos genéticos (DeMarche, 2020). Un ejemplo próximo es el que surge de la aplicación de estos

modelos a *Pinus halepensis* (Patsiou *et al.*, 2020), y que predice que las poblaciones procedentes de áreas relativamente húmedas y frescas (y que presentan un mayor potencial de crecimiento) resultarán más afectadas por el endurecimiento del clima en la cuenca mediterránea que las poblaciones propias de regiones áridas, como consecuencia de la peor adaptación a la sequía de las primeras.

En realidad, la existencia de compensaciones entre crecimiento y resistencia a estreses suele ser prevalente en especies forestales (Isaac-Renton *et al.*, 2018), y su conocimiento resulta indispensable a efectos de recomendación de los materiales genéticos (Zas *et al.*, 2020). Una toma de decisiones informada en relación al uso de estos materiales presenta consecuencias relevantes para la regulación del ciclo de carbono y su influencia en el ciclo del agua, así como a la prestación de otros servicios ecosistémicos de importancia asociados a la biodiversidad, el uso público, la protección del suelo o el aprovechamiento de productos forestales no madereros, entre otros. Retomando el ejemplo del pino carrasco, hemos determinado que la variabilidad genética en inversión en raíces gruesas está asociada con el ambiente de origen de los árboles, de tal manera que la compensación entre inversión en biomasa aérea y biomasa subterránea es especialmente evidente en poblaciones de zonas méxicas (Lombardi *et al.*, 2021). Ello presenta consecuencias directas en relación al periodo de residencia del carbono y del agua en el ecosistema, la prevención de la erosión o la tolerancia a sequía, por citar algunos ejemplos. Por dicho motivo, un objetivo último de las herramientas de guía a la *elección y selección* de los materiales genéticos debiera ser la incorporación a las mismas de criterios de multifuncionalidad bajo escenarios diversos de cambio climático, que trascendiesen a aquellos estrictamente productivistas. Para ello, es necesario disponer de información detallada de las respuestas fisiológicas de los árboles a estreses bióticos y abióticos, y también de su control genético. En definitiva, implica un conocimiento profundo de los denominados síndromes adaptativos (o *covariación* para rasgos que presentan una relación funcional) de las especies forestales (*Fig. 2*). No debe olvidarse que dicha covariación entre caracteres está sujeta a variación plástica en función del ambiente de desarrollo, lo que añade un componente de complejidad a las evaluaciones genéticas (Matesanz *et al.*, 2019). En definitiva, es evidente que existe un largo trecho experimental todavía por recorrer en la caracterización de los síndromes adaptativos. La identificación de individuos plásticos (o con capacidad de aclimatación frente a condiciones muy variables) puede representar un elemento de decisión importante en la priorización de materiales, aunque existen dos aspectos adicionales que requieren de análisis e interpretación detallados: por una parte, la existencia de relaciones variables, a nivel intraespecífico, entre plasticidad del fenotipo y magnitud del síndrome adaptativo, en función de las condiciones ambientales; por otra, la cuantificación de los límites a la plasticidad en presencia de estreses y perturbaciones.

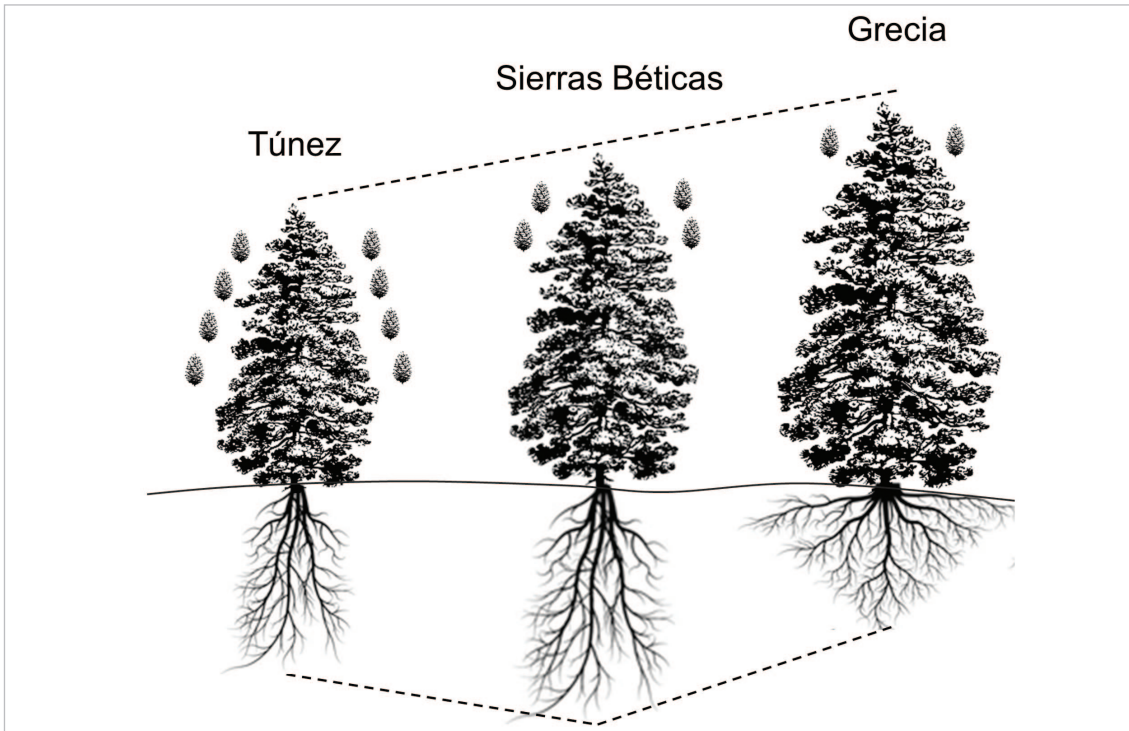


Figura 2. Los síndromes adaptativos que caracterizan a las especies forestales permiten comprender holísticamente su diversidad de respuestas intraespecíficas, y así utilizarla adecuadamente dicha diversidad en la gestión forestal. La figura ilustra esquemáticamente un síndrome adaptativo típico de *Pinus halepensis* a través del comportamiento de tres poblaciones contrastadas (denominadas de forma simplificada como Túnez, Sierras Béticas y Grecia) para tres caracteres funcionales: biomasa aérea, biomasa subterránea y reproducción. La limitación de recursos disponibles imposibilita maximizar estas funciones de manera simultánea; es decir, el árbol debe decidir en qué invierte sus recursos. La diversidad de estrategias de historia vital es extraordinaria y debe tenerse en cuenta en el uso y gestión adecuados de los recursos genéticos forestales. Reelaboración a partir de Climent *et al.* (2008), Voltas *et al.* (2015) y Lombardi *et al.* (2021).

Un segundo grupo de retos está relacionado con el papel de la genética forestal en la definición de propuestas de gestión adaptativa de masas naturales o naturalizadas, incorporando escenarios diversos de emisiones de gases de efecto invernadero. Si bien la importancia de la diversidad genética presente en los bosques como componente determinante de su funcionamiento, resiliencia y viabilidad futura es ampliamente reconocida, su monitorización real en monte está todavía lejos de implementarse a escala operativa. Es importante tener presente que cualquier actividad de gestión tiene un impacto directo y medible sobre la diversidad genética de los árboles. Por esta razón, los indicadores de diversidad genética deben incorporarse como elemento de seguimiento de la gestión forestal, con objeto de asegurar una adecuada diversidad intra e interespecífica de nuestros bosques. Un posible aspecto a integrar desde la perspectiva genética es el del manejo de la competencia en función de la edad y características de la masa con la finalidad de facilitar los procesos de selección natural bajo inestabilidad ambiental, especialmente en etapas juveniles del desarrollo (Ramírez-Valiente *et al.*, 2021). Otro aspecto particular-

mente relevante, y que se abordará a continuación, es el de favorecer la disponibilidad de genes ‘adaptados’ a través de la gestión, asistiendo así al flujo genético natural.

El cambio climático está exponiendo a los ecosistemas forestales a situaciones ambientales extremas que, desgraciadamente, se trasladan a episodios cada vez más frecuentes de mortalidad masiva de árboles. Según AEMET, el año 2022 se situó, a fecha de septiembre, como el año más cálido en España desde que se dispone de registros instrumentales completos (1961), y el tercero más seco. Estas evidencias apuntan a que los árboles están alcanzando, o pueden alcanzar en un futuro próximo, sus límites de plasticidad fenotípica (o capacidad de aclimatación). Si se superan los tan temidos puntos de no retorno (“tipping points”) el colapso ecosistémico a gran escala resultará irreversible. La desaparición de poblaciones completas obviamente equivale a erosión genética, lo que limita la capacidad de adaptación de las especies a condiciones inéditas al impedirse que nuevas combinaciones génicas —resultado de la propia dinámica reproductiva— se expongan a la selección natural. Bajo la perspectiva genética, las medidas de anticipación a estos cambios suponen facilitar el flujo de genes ‘adaptados’ a través de actuaciones *ad hoc* que se enmarcan dentro del concepto amplio de migración asistida. Se define como tal al movimiento artificial intencionado de individuos dentro o fuera del rango de distribución de una especie. En general, ya se dispone de información suficiente para iniciar, con cierta seguridad, actividades de migración asistida en especies de climas templados y boreales, que presentan clinas genéticas predecibles a lo largo de gradientes climáticos, —normalmente asociados a regímenes térmicos— (Aitken y Bemmels, 2015). En contraposición, las respuestas intraespecíficas al clima resultan menos intuitivas en especies propias de otras regiones bioclimáticas, en particular aquellas sujetas a periodos estacionales de sequía, lo que genera importantes dudas metodológicas y operativas. En cualquier caso, la migración asistida resulta una aproximación a la gestión adaptativa no exenta de repercusiones económicas, éticas, legales, políticas y ecológicas y, por lo tanto, sometida a escrutinio por parte de investigadores, políticos, gestores y la propia opinión pública. Si bien algunos países ya incorporan explícitamente la migración asistida a sus recomendaciones oficiales de uso (por ejemplo, Suecia), no es este el caso de la mayoría de países europeos (Konnert *et al.*, 2015).

Son diversas las aproximaciones propuestas para facilitar el flujo genético (o pre-adaptación de los bosques) y por tanto la ‘compatibilidad’ entre futuros genotipos y nuevos ambientes. Brevemente, pueden mencionarse las siguientes estrategias de elección y uso del material de reproducción: la denominada “procedencia compuesta” (que reflejaría el flujo genético previsible entre poblaciones en un área determinada), la “mezcla de procedencias” (que maximizaría la diversidad de la semilla sin considerar el flujo genético), la “procedencia recomendada” (que surgiría del conocimiento de la respuesta actual de las poblaciones al clima), o la “migración asistida” *sensu stricto* (que maximizaría la adaptación futura transfiriendo directamente las poblaciones a priori mejor adaptadas a las condiciones de uso). Estas estrategias pueden evaluarse indirectamente a través de ensayos de procedencia multiambiente (por ejemplo, en *P. sylvestris*; Notivol *et al.*, 2020). No obstante, es

importante recordar que las mismas están sujetas al uso activo de los materiales forestales de reproducción. Actualmente, la escasa actividad repobladora en España no facilita este tipo de actuaciones, lo que apunta a la dificultad práctica de ejecutarlas en ausencia de iniciativas específicas.

Para proporcionar respuesta a todos estos retos disponemos de una batería de herramientas y aproximaciones analíticas que actualmente permiten caracterizar cantidades ingentes de materiales genéticos (Fig. 3). Por un lado, las nuevas tecnologías de secuenciación y genotipado masivo y la reducción progresiva de su coste están permitiendo la obtención de un número cada vez mayor de genomas completos. En este contexto, la identificación de las regiones funcionales en los genomas es fundamental para entender la evolución y variación adaptativa de los árboles y su conexión con el fenotipo y el ambiente. Para ello resulta imprescindible disponer de herramientas de fenotipado de alto rendimiento, lo que constituye sin duda el actual cuello de botella para desentrañar las relaciones genotipo-fenotipo.

El fenotipado de caracteres funcionales tradicionalmente ha resultado una tarea laboriosa y de escasa capacidad para el cribado simultáneo de miles, o incluso de centenares de individuos. Afortunadamente, el auge de tecnologías basadas en sensorización remota está permitiendo afrontar la caracterización de grandes volúme-

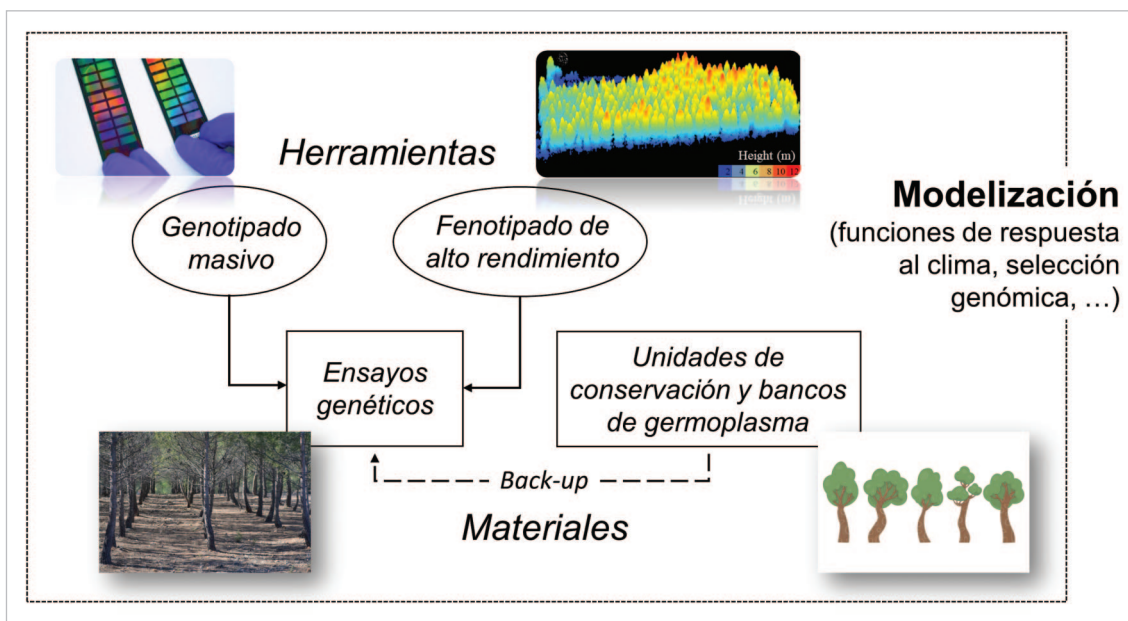


Figura 3. Las herramientas actuales de genotipado masivo y fenotipado de alto rendimiento proporcionan enormes oportunidades para la caracterización de la variación intraespecífica y su base genética. Es necesario a tal efecto disponer de ensayos genéticos representativos de las condiciones actuales y, a ser posible, de los escenarios de cambio futuros. Asimismo, resulta imperioso el reanálisis, actualización o renovación de los ensayos ya existentes, o bien la instalación de nuevos ensayos bajo condiciones particulares. Las unidades de conservación genética y los bancos de germoplasma constituyen el reservorio último de materiales a tal efecto. La información potencial que se deriva es ingente en calidad y cantidad, requiriendo de la modelización avanzada y de las técnicas propias del “big data” al objeto de extraerle el máximo partido a la misma. La selección genómica o la inferencia de respuestas al clima son las aplicaciones potenciales que se derivan del uso de esta información.

nes de materiales en tiempos de ejecución y procesamiento razonables, tanto en brinzales o edades juveniles (mediante plataformas de fenotipado) como en ejemplares adultos (en ensayos genéticos en campo mediante drones u otros dispositivos). En este último caso, el uso de cámaras térmicas, multiespectrales y de espectro visible permiten obtener información indirecta de muchas características fisiológicas y fenológicas del árbol a través de índices de vegetación, que a su vez pueden relacionarse con variantes genómicas en estudios de asociación de genoma completo (GWAS, en sus siglas en inglés). En el caso de *P. halepensis*, ello ha permitido detectar variantes alélicas —y los procesos moleculares que éstas controlan— relacionadas con crecimiento, transpiración y eficiencia fotosintética (Santini *et al.*, 2020). De igual forma, la aplicación de dispositivos LiDAR (“Light Detection and Ranging”) permite inferir un gran número de características morfométricas de los árboles relacionadas con el crecimiento y la arquitectura de la copa. Un ejemplo de aplicación reciente en ensayos genéticos de *P. halepensis* y *P. nigra* demuestra la potencialidad de la herramienta para caracterizar variación intraespecífica en características inabordables a través de instrumentación tradicional (cinta o forcípula, pértiga, clinómetro, etc.) (Lombardi *et al.*, 2022).

De lo expuesto anteriormente se desprende que el análisis conjunto de información genómica y fenotípica necesita enfrentarse a cantidades gradualmente mayores de datos. Como ya se ha mencionado, quizás la aplicación más relevante en mejora en la actualidad sea la denominada selección genómica (Grattapaglia *et al.*, 2018). La selección genómica utiliza un número elevado de marcadores genéticos con objeto de predecir fenotipos complejos. Como tal, presenta un gran potencial para acelerar los ciclos de mejora e incrementar las intensidades de selección. Para aprovechar todo el corpus de información genómica disponible, y cruzarla convenientemente con datos fenotípicos masivos, es recomendable aplicar herramientas basadas en la modelización y el “big data”. Entre ellas, el aprendizaje automático (“machine learning”) permite abordar el estudio de patrones de interacción complejos, correlaciones y dependencias no lineales en grandes bases de datos, y su aplicación a la selección genómica es una realidad (Montesinos-López *et al.*, 2021). Su uso en especies forestales es todavía escaso, aunque sin lugar a dudas deberá incrementarse en un futuro próximo (Cappa *et al.*, 2022).

4. Consideraciones finales

Como cualquier otra disciplina propia de la ciencia forestal, la genética y mejora no resultan ajenas a los repentinos y abruptos cambios medioambientales, de consecuencias imprevisibles, a los que el planeta se está viendo sometido. Las aplicaciones de la disciplina a la gestión sostenible de los bosques son numerosas y presentan el potencial de mitigar los efectos del calentamiento global al mismo tiempo que pueden facilitar la adaptación de los ecosistemas terrestres a condiciones futuras. Todo ello si las emisiones de gases se mantienen en límites razonables, lo que desgraciadamente supone un objetivo de incierto cumplimiento.

Tanto los programas de mejora de especies forestales como las herramientas de

gestión forestal adaptativa que incorporan criterios genéticos deberán considerar un conjunto de aspectos que pueden resumirse en tres ideas fundamentales. En primer lugar, es imprescindible afrontar las nuevas y continuas amenazas bióticas y abióticas a las que se enfrentan los bosques también desde la perspectiva genética. Como punto de partida, ello implica comprender que la diversidad genética presente en las especies forestales es nuestra mejor aliada y, por tanto, debe emplearse convenientemente. En segundo, debemos esforzarnos en integrar la multifuncionalidad de los bosques en las herramientas y criterios de “elección” y “selección” genética. Se trata sin lugar a dudas de un desafío importante, abordable en primera instancia en base al conocimiento y caracterización de los síndromes adaptativos propios de los árboles. Finalmente, existe la necesidad imperiosa de incorporar los escenarios de cambio climático en los criterios orientadores de uso de los materiales genéticos, como opción realista de ayuda a la adaptación de los ecosistemas terrestres. Frente a la incertidumbre de cambio actual, los escenarios intermedios de emisiones a medio plazo parecen ser las dianas más razonables en términos de capacidad de asistencia realista a la adaptación futura de nuestros bosques.

Agradecimientos

Este trabajo se enmarca dentro de las actividades del Proyecto de Investigación RTI2018-094691-B-C31 ‘RESILPINE’ (MCIU/AEI/FEDER, EU). Mi agradecimiento a los compañeros y amigos de la Universitat de Lleida, CIFOR-CSIC y MBG-CSIC que han formado parte del mismo, así como de sus ediciones anteriores.

5. Referencias

- Ahmadi, N.; Bartholomé, J.; 2022. *Genomic Prediction of Complex Traits: Methods and Protocols*. Methods in Molecular Biology, vol. 2467, Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-2205-6_9
- Burley, J.; 2004. A historical overview of forest tree improvement. In: Burley, J. (ed.), *Tree Breeding, Principles. Encyclopaedia of Forest Sciences*. Elsevier, Amsterdam, pp. 1532–1538. <https://doi.org/10.1016/B0-12-145160-7/00073-9>
- Cappa, E.P.; Chen, C.; Klutsch, J.G.; Sebastián-Azcona, J.; Ratcliffe, B.; Wei, X.; Da Ros, L.; Ullah, A.; Liu, Y.; Benowicz, A.; Sadoway, S.; Mansfield, S.D.; Erbilgin, N.; Thomas, B.R.; El-Kassaby, Y.A.; 2022. Multiple-trait analyses improved the accuracy of genomic prediction and the power of genome-wide association of productivity and climate change-adaptive traits in lodgepole pine. *BMC Genomics* 23, 536. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08747-7>
- Climent, J.; Prada, M.A.; Calama, R.; Chambel, M.R.; De Ron, D.S.; Alía, R.; 2008. To grow or to seed: Ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, Pinaceae). *Am. J. Bot.* 95, 833–842. <https://doi.org/10.3732/ajb.2007354>
- DeMarche, M.L.; 2020. Moving forecasts forward. *New Phytol.* 228: 403-405. <https://doi.org/10.1111/nph.16838>

- FAO, 2014. *The state of the world's forest genetic resources*. FAO, Roma.
- Grattapaglia, D.; Silva-Junior, O.B.; Resende, R.T.; Cappa, E.P.; Müller, B.S.F.; Tan, B.; Isik, F.; Ratcliffe, B.; El-Kassaby, Y.A.; 2018. Quantitative genetics and genomics converge to accelerate forest tree breeding. *Front. Plant Sci.* 9, 1693. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01693>
- Giertych, M.; Oleksyn, J.; 1992. Studies on genetic variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) coordinated by IUFRO. *Silvae Genet.* 41, 133–143.
- Hillman, G.C.; Davies, M.S.; 1990. Measured domestication rates in wild wheats and barley under primitive cultivation, and their archaeological implications. *J. World Prehist.* 4, 157–222. <https://doi.org/10.1007/BF00974763>
- Knipper, C.; Rihuete-Herrada, C.; Voltas, J.; Held, P.; Lull, V.; Micó, R.; Risch, R.; Alt, K.W.; 2020. Reconstructing Bronze Age diets and farming strategies at the early Bronze Age sites of La Bastida and Gatas (southeast Iberia) using stable isotope analysis. *PLoS ONE* 15, e0229398. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229398>
- Konnert, M.; Fady, B.; Gömöry, D.; A'Hara, S.; Wolter, F.; Ducci, F.; Koskela, J.; Bozzano, M.; Maaten, T.; Kowalczyk, J.; 2015. *Use and transfer of forest reproductive material in Europe in the context of climate change*. European Forest Genetic Resources Programme (EU-FORGEN). Bioversity International, Roma.
- Lombardi, E.; Ferrio, J.P.; Rodríguez-Robles, U.; Resco de Dios, V.; Voltas, J.; 2021. Ground-Penetrating Radar as phenotyping tool for characterizing intraspecific variability in root traits of a widespread conifer. *Plant Soil* 468, 319–336. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05135-0>
- Lombardi, E.; Rodríguez-Puerta, F.; Santini, F.; Chambel, M.R.; Climent, J.; Resco de Dios, V.; Voltas, J.; 2022. UAV-LiDAR and RGB imagery reveal large intraspecific variation in tree-level morphometric traits across different pine species evaluated in common gardens. *Remote Sens.* 14, 5904. <https://doi.org/10.3390/rs14225904>
- Matesanz, S.; Blanco-Sánchez, M.; Ramos-Muñoz, M.; de la Cruz, M.; Benavides, R.; Escudero, A.; 2021. Phenotypic integration does not constrain phenotypic plasticity: differential plasticity of traits is associated to their integration across environments. *New Phytol.* 231: 2359–2370. <https://doi.org/10.1111/nph.17536>
- MIMAM, 2006. *Estrategia de conservación y uso sostenible de los recursos genéticos forestales*. DGB, Madrid.
- Montesinos-López, O.A.; Montesinos-López, A.; Pérez-Rodríguez, P.; Barrón-López J.A.; Martini, J.W.R.; Fajardo-Flores S.B.; Gaytan-Lugo, L.S.; Santana-Mancilla, P.C.; Crossa, J.; 2021. A review of deep learning applications for genomic selection. *BMC Genomics* 22, 19. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-07319-x>
- Notivol, E.; Santos-del-Blanco, L.; Chambel, R.; Climent, J.; Alía, R.; 2020. Seed sourcing strategies considering climate change forecasts: A practical test in Scots Pine. *Forests* 11, 1222. <https://doi.org/10.3390/f11111222>
- Patsiou, T.S.; Shestakova, T.A.; Klein, T.; di Matteo, G.; Sbay, H.; Chambel, M.R.; Zas, R.; Voltas, J.; 2020. Intraspecific responses to climate reveal nonintuitive warming impacts on a widespread thermophilic conifer. *New Phytol.* 228, 525-540. <https://doi.org/10.1111/nph.16656>
- Petit-Cailleux, C.; Davi, H.; Lefèvre, F.; Verkerk, P.J.; Fady, B.; Lindner, M.; Oddou-Muratorio, S.; 2021. Tree mortality risks under climate change in Europe: Assessment of silviculture practices and genetic conservation networks. *Front. Ecol. Evol.* 9, 706414. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.706414>

- Pourkheirandish, M.; Dai, F.; Sakuma, S.; Kanamori, H.; Distelfeld, A.; Willcox, G.; Kawahara, T.; Matsumoto, T.; Kilian, B.; Komatsuda, T.; 2018. On the origin of the non-brittle rachis trait of domesticated einkorn wheat. *Front. Plant Sci.* 8, 2031. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02031>
- Ramírez-Valiente, J.A.; Solé-Medina, A.; Pyhäjärvi, T.; Savolainen, O.; Cervantes, S.; Kesälah-ti, R.; Kujala, S.T.; Kumpula, T.; Heer, K.; Opgenoorth, L.; Siebertz, J.; Danusevicius, D.; Notivol, E.; Benavides, R.; Robledo-Arnuncio, J.J.; 2021. Selection patterns on early-life phenotypic traits in *Pinus sylvestris* are associated with precipitation and temperature along a climatic gradient in Europe. *New Phytol.* 229, 3009–3025. <https://doi.org/10.1111/nph.17029>
- Sáenz-Romero, C.; Kremer, A.; Nagy, L.; Újvári-Jármay, É.; Ducouso, A.; Kóczán-Horváth, A.; Hansen, J.K.; Mátyás, C.; 2019. Common garden comparisons confirm inherited differences in sensitivity to climate change between forest tree species. *PeerJ* 7, e6213. <https://doi.org/10.7717/peerj.6213>
- Serra-Varela, M.J.; Grivet, D.; Vincenot, L.; Broennimann, O.; Gonzalo-Jiménez, J.; Zimmermann, N.E.; 2015. Does phylogeographical structure relate to climatic niche divergence? A test using maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1302–1313. <https://doi.org/10.1111/geb.12369>
- The Arabidopsis Genome Initiative, 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408, 796–815. <https://doi.org/10.1038/35048692>
- Voltas, J.; Lucabaugh, D.; Chambel, M.R.; Ferrio, J.P.; (2015) Intraspecific variation in the use of water sources by the circum-Mediterranean conifer *Pinus halepensis*. *New Phytol.* 208, 1031–1041. <https://doi.org/10.1111/nph.13569>
- Vourlaki, I.T.; Castanera, R.; Ramos-Onsins, S.E.; Casacuberta J.M.; Pérez-Enciso, M.; 2022. Transposable element polymorphisms improve prediction of complex agronomic traits in rice. *Theor. Appl. Genet.* 135, 3211–3222. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04180-2>
- Zas, R.; Touza, R.; Sampedro, L.; Lario, F.J.; Bustingorri, G.; Lema, M.; 2020. Variation in resin flow among Maritime pine populations: Relationship with growth potential and climatic responses. *For. Ecol. Manag.* 474, 118351. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118351>